"نشریه علوم زراعی ایران"
جلد بیست و ششم، شماره ۱، بهار ۱۴۰۳

مقاله مروری

حافظه تنش خشکی و ارتباط آن با تغییرات مورفو-فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی در گیاهان زراعی

Drought stress memory and its relationship with morpho-physiological, biochemical and molecular changes in crop plants

فاطمه سعیدنیا[1] و رسمیه حمید[2]

چکیده

سعیدنیا، ف.، و ر. حمید. ۱۴۰۳. حافظه تنش خشکی و ارتباط آن با تغییرات مورفو-فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی در گیاهان زراعی. **نشریه علوم زراعی ایران. ۲۶ (۱): ۹۳ -۷۱.**

توزیع غیریکنواخت بارندگی ناشی از گرم شدن کره زمین، باعث وقوع تنش‌های غیرزیستی نامنظم و متعددی مانند تنش گرما، کم‌آبی، سرما یا ترکیبی از آنها در گیاهان خواهد شد. اصلاح گیاهان متحمل به تنش به‌دلیل عملکردهای واقعی و پایدار آنها، هدف اصلی به‌نژادگران گیاهی است. پاسخ‌های گیاهان به تنش خشکی در بسیاری از گونه‌های گیاهی مورد مطالعه قرار گرفته است، اما وقوع حافظه تنش و همچنین سازوکارهای بالقوه برای تنظیم حافظه تنش هنوز به‌خوبی شرح داده نشده است. مشاهده شده است که گیاهان به نحوی به رویدادهای گذشته پای‌بند هستند که این موضوع بدون تغییر ساختار ژنتیکی‌شان، آنها را با چالش‌های جدید سازگار می‌کند. این توانایی به گیاهان این امکان را می‌دهد تا با چالش‌های جدیدی که تعداد و شدت آنها افزایش می‌یابد، مقابله کنند. درک بهتر سازوکارهای مرتبط با حافظه تنش که باعث تغییر در بیان ژن‌ها می‌شوند و چگونگی ارتباط آنها با تغییرات فیزیولوژیک، بیوشیمیایی، متابولیک و مورفولوژیک، فرصت‌های جدیدی را برای اصلاح ژنوتیپ‌های متحمل به تنش از طریق رویکردهای به‌نژادی مولکولی و زیست‌فناوری فراهم خواهد آورد. در این مقاله انواع مختلف حافظه تنش گیاهان مورد بررسی قرار گرفته و با ارائه مثال‌هایی، نمایی کلی از حافظه تنش مرور شده است. در این نوشتار با تمرکز بر تنش خشکی و سازوکارهای مولکولی کنترل بیان ژن، پاسخ‌های حافظه رونویسی در سطح ژنوم و تغییرات هماهنگ اپی‌ژنتیکی و مولکولی در بیان شبکه‌های ژنی مرتبط با پاسخ‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیک گیاه پس از قرار گرفتن در معرض تنش خشکی مداوم، شرح داده شده است.

واژه‌های کلیدی: اپی‌ژنتیک، تغییر اقلیم، تنش خشکی، حافظه بین نسلی و حافظه فرانسلی

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۱۲/۱۲ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۰۳/۳۰

۱- استادیار بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی خراسان رضوی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، مشهد (مکاتبه کننده) (پست الکترونیک: f.saeidnia@areeo.ac.ir)

۲- استادیار بخش تحقیقات به نژادی، مؤسسه تحقیقات پنبه کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، گرگان، ایران

Drought stress memory and its relationship with morpho-physiological, biochemical and molecular changes in crop plants

Saeidnia, F.[1] and Hamid, R.[2]

ABSTRACT

Saeidnia, F. and Hamid, R. 2025. Drought stress memory and its relationship with morpho-physiological, biochemical and molecular changes in crop plants**. Iranian Journal of Crop Sciences. 26(1): 71-93. (In Persian).**

The uneven distribution of rainfall caused by global warming will lead to more irregular and multiple abiotic stresses such as heat, drought, cold stresses or the combination of them. Developing stress-tolerant plants is the purpose of most plant breeders to develop cultivars that are high yielding with yield stability. Plant responses to drought stress have been evaluated in many different species, but the occurrence of stress memory as well as the potential mechanisms for memory regulation have not yet been well described. It has been observed that plants are able to memorize past events in a way that adjusts their response to new challenges without changing their genetic constitution. This ability could enable the plants to face upcoming challenges. A better understanding of the mechanisms associated with the stress memory leading to change in gene expression and how they link to physiological, biochemical, metabolic and morphological changes would initiate diverse opportunities to plant breeders to develop stress-tolerant genotypes through molecular breeding or biotechnological methods. In this perspective, this review discusses different types of stress memory in crop plants and gives an overall view using general examples. Moreover, with focusing on drought stress, we demonstrate coordinated changes in epigenetic and molecular gene expression control mechanisms, the associated transcription memory responses at the genome level and integrated biochemical and physiological responses at cellular level following recurrent drought stress exposures. Indeed, coordinated epigenetic and molecular changes of expression of gene networks link to biochemical and physiological responses that facilitate acclimation and survival of crop plants during repeated drought stress.

Key words: Drought stress, Epigenetic, Climate change, Intergenerational memory and Transgenerational memory

Received: March, 2024 **Accepted: June, 2024**

1. Assistant Prof., Field and Horticultural Crops Science Research Department, Khorasan-e-Razavi Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Mashhad, Iran (Corresponding author) (Email: f.saeidnia@areeo.ac.ir)

2. Assistant Prof., Plant Breeding Department, Cotton Research Institute of Iran, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Gorgan, Iran

مقدمه

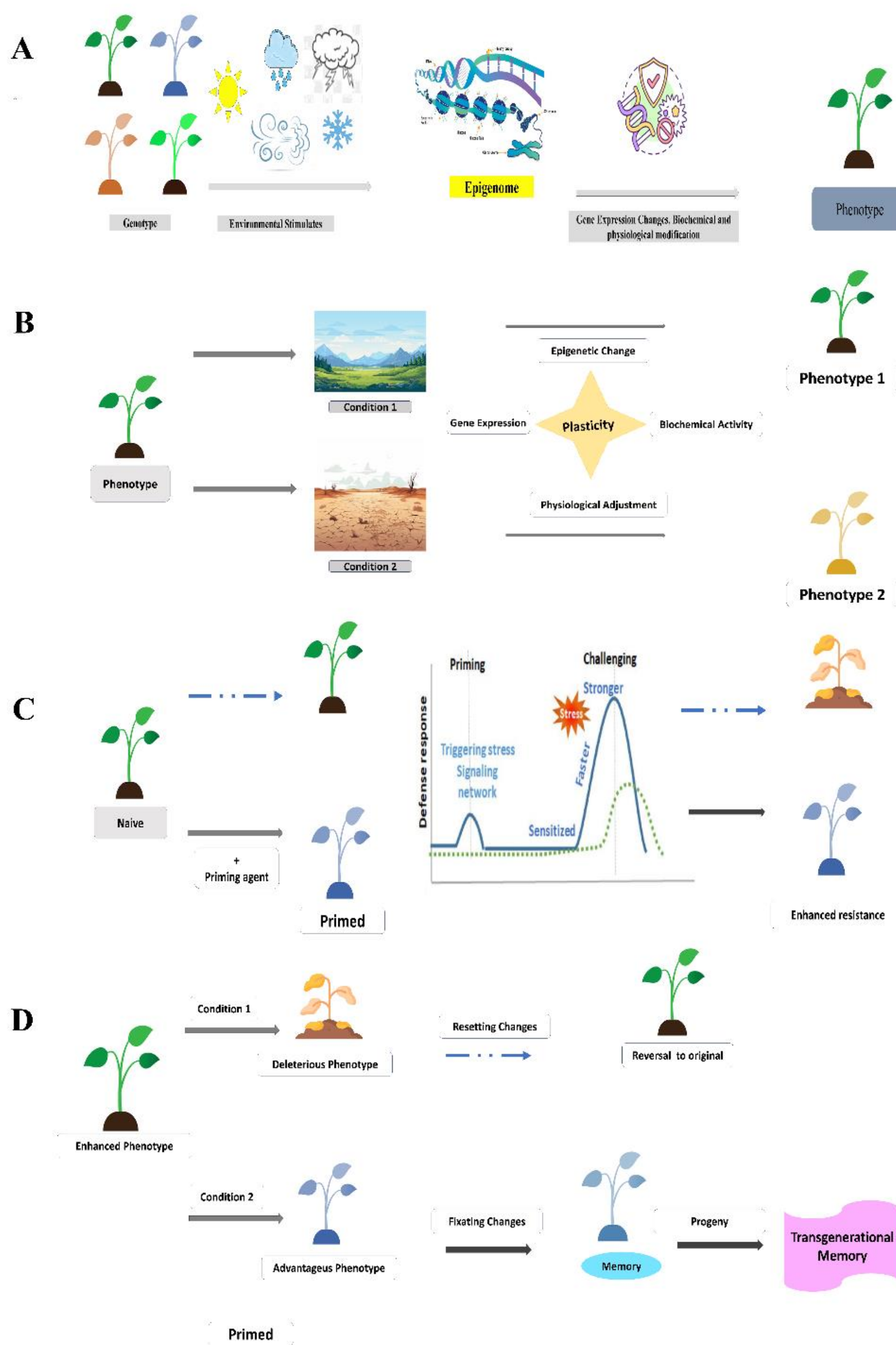
گرم شدن کره زمین یکی از مهم‌ترین آثار تغییر اقلیم است و بزرگ‌ترین چالش محیطی را که بشر در حال حاضر با آن مواجه است، محسوب می‌شود (Rajak, 2021). این چالش نه تنها دمای هوا را تحت تأثیر قرار می‌دهد، بلکه بر میزان و توزیع بارندگی نیز تأثیر می‌گذارد و در نتیجه باعث بروز دوره‌های خشکسالی مکرر در آینده می‌شود (Saeidnia *et al.*, 2023a, 2020b). تنش خشکی یکی از مخرب‌ترین تنش‌های غیرزیستی در سطح جهان است و بر بقاء و بهره‌وری گیاهان تأثیر می‌گذارد (Saeidnia *et al.*, 2019, 2021b). آبکشیدگی (دهیدراسیون) بافت‌ها، باعث کاهش دسترسی گیاه به آب شده و این موضوع باعث کاهش تولید محصول و درنتیجه اثر منفی بر امنیت غذایی می‌شود (Mahmood *et al.*, 2020; Saeidnia *et al.*, 2023b). در شرایط تنش خشکی، در گیاهان مقدار آب از دست رفته در اثر تعرق از مقدار آب جذب شده توسط ریشه‌ها بیشتر است و همین موضوع باعث بروز تنش کم‌آبی می‌شود. کمبود آب باعث خشکی سلول، تجمع گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) و مرگ سلولی شده و متابولیسم و رشد سلول را مختل می‌کند. برای غلبه بر این وضعیت نامطلوب، گیاهان متحمل به کم‌آبی از طریق برنامه‌های به‌نژادی یا فناوری‌های تراریخته یا رویکردهای اصلاح ژنوم توسعه یافته‌اند (Mahmood *et al.*, 2020). در سال‌های اخیر روش‌های مبتنی بر سیستم‌های ایمنی گیاه شامل حافظه تنش گیاهی، سازگاری و پرایمینگ بذر به‌منظور افزایش تحمل گیاهان به تنش خشکی، بدون استفاده از فناوری‌های مهندسی ژنتیک، ابداع شده‌اند (Wojtyla *et al.*, 2020).

به‌دلیل تغییرات شدید اقلیمی پی در پی، این احتمال وجود دارد که گیاهان در طی دوره زندگی خود به جای یک نوع تنش، در معرض تنش‌های غیرزیستی متعددی قرار گیرند (Li and Liu, 2016; Saeidnia *et al.*, 2021a). این شرایط با شرایط آزمایشگاه که در آن گیاهان در معرض یک نوع تنش و با شدت یکسان قرار می‌گیرند، کاملا متفاوت است. تنش گرما، تنش یخزدگی و تنش خشکی، باعث خشک شدن سلول شده و فعال شدن سازوکارهای سازگاری به تنش‌ها تا حدودی شبیه به یکدیگر هستند. این احتمال وجود دارد که فعال شدن سازوکارهای سازگاری در اثر یک نوع تنش، از آسیب دیدگی حاصل از از سایر تنش‌ها که ممکن است بعدها رخ دهد، جلوگیری کنند. این پدیده به تحمل تنش متقاطع معروف است (Walter *et al.*, 2013) و برای رشد و توسعه گیاهان مهم است. تحمل تنش متقاطع ممکن است با ایجاد سازوکارهای سازگاری مانند تغییرات مورفولوژیک، تجمع عوامل رونویسی خاص، متابولیت‌های محافظ و تغییرات اپی‌ژنتیک ایجاد شود (Munné-Bosch and Alegre, 2013; Walter *et al.*, 2013). همه فرآیندهای مرتبط با تحمل متقاطع به تنش، توسط یک شبکه پیچیده کنترل می‌شوند که حاصل برهمکنش عوامل خارجی و داخلی هستند و به گیاهان این امکان را می‌دهند تا به محیط‌های متغیر سازگار شوند (Munné-Bosch and Alegre, 2013). گیاهان برای بقاء در زمان تنش و سازگاری با شرایط سخت، از روش‌های مناسبی برای پاسخ به تنش‌های مکرر استفاده می‌کنند. پیش تیمار گیاهان با یک تنش غیرزیستی یا زیستی خفیف می‌تواند گیاهان را برای مقابله با تنش شدید بعدی آماده کند (Ramírez *et al.*, 2015). این پدیده با عنوان "پرایمینگ گیاهی" شناخته می‌شود که یک روش بالقوه مناسب برای بهبود تحمل تنش در گیاه محسوب شده و با "حافظه تنش گیاهی" مرتبط است. اصطلاح "پرایمینگ گیاهی" عموما در زمینه تنش‌های زیستی و مصرف مواد شیمیایی برای اولین مواجهه با تنش استفاده می‌شود، در حالی که فرآیند مشابه در شرایط تنش‌های غیرزیستی "سخت شدن" یا

"سازگاری" نامیده می‌شود (Savvides *et al.*, 2016). علاوه بر پرایمینگ در سطح گیاه کامل، حافظه تنش و سازگاری، پرایمینگ بذر نیز در مدیریت شرایط تنش‌زا مؤثر است. پرایمینگ بذر یک فناوری بسیار مهم برای یکنواختی جوانه‌زنی و استقرار گیاهچه در شرایط نامطلوب محیطی است که به‌عنوان یک روش کم‌هزینه و کارآمد برای افزایش تحمل گیاهان زراعی به تنش‌های محیطی محسوب می‌شود (Sher *et al.*, 2019). پرایمینگ بذر بر اساس نوع عامل پرایمینگ، به انواع مختلفی طبقه‌بندی شده و علاوه بر تقویت جوانه‌زنی بذر، باعث بهبود رشد و عملکرد گیاه و افزایش تحمل به تنش‌های غیرزیستی (Sher *et al.*, 2019) و در نهایت باعث تقویت حافظه تنش می‌شود (شکل ۱). گیاهان برای زنده ماندن در شرایط تنش که مدام در حال تکرار هستند، به تنش پاسخ می‌دهند که ممکن است این واکنش، با پاسخ به تنش پیشین تفاوت داشته باشد. پاسخ‌های متفاوت گیاه به تنش‌های مشابه، با عنوان "حافظه تنش" شناخته می‌شوند. مفهوم حافظه تنش یک پاسخ ذاتی به وقوع مکرر تنش است. در طول این فرآیند، پاسخ هماهنگ در سطوح سلولی، ژنومی و سازمانی گیاه، باعث تحمل شرایط تنش توسط گیاه می‌شود (Walter *et al.*, 2011). واژه "حافظه تنش" اولین بار توسط تریویز (Trewavas, 2003) به‌کار برده شد. او اظهار کرد که حافظه، نوعی توانایی برای دستیابی به تجربیات گذشته برای پاسخ بهتر به تنش‌های بعدی است (Trewavas, 2003). مواجه شدن گیاهان با یک تنش، باعث ایجاد نوعی حافظه تنش می‌شود که در صورت مواجه شدن مجدد با همان تنش، در مقایسه با گیاهانی که با دچار آن تنش نشده‌اند، متحمل‌تر هستند (Kinoshita and Seki, 2014) (شکل ۲).

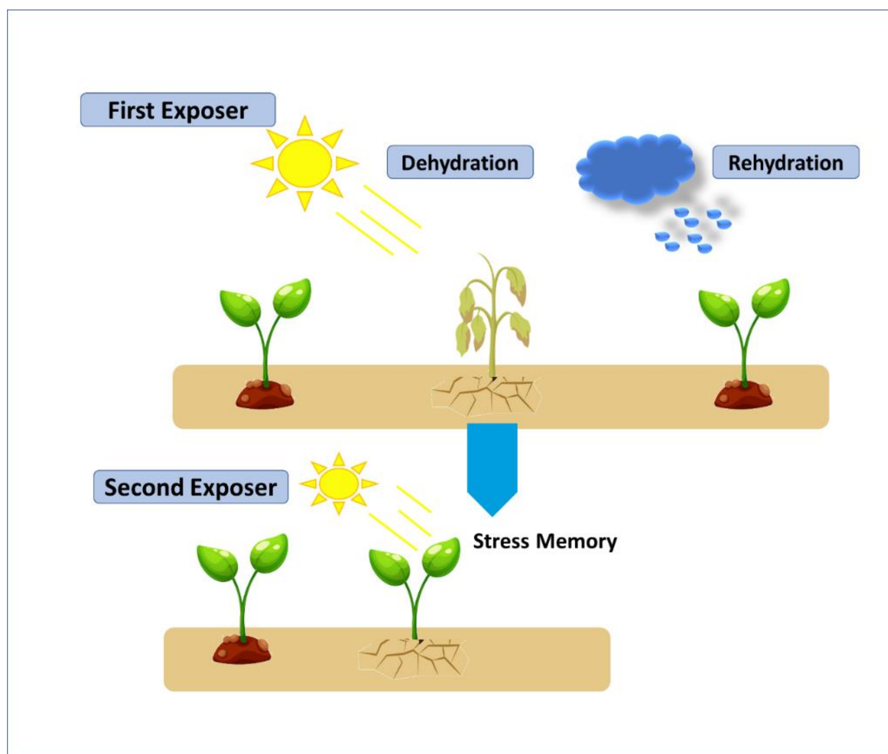
تا کنون تلاش‌های زیادی برای شناسایی سازوکارهای حافظه تنش در انواع گونه‌های گیاهی که با تنش‌های مختلف مواجه شده‌اند، انجام شده است (Ramírez *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2015; Fleta- Soriano and Munné-Bosch, 2016; Saeidnia *et al.*, 2020a). گزارش شده است که حافظه تنش در تغییرات سطوح مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی، رونویسی، ترجمه و اپی‌ژنتیک گیاه نقش دارد (Kinoshita and Seki, 2014). ژین و بروس (Xin and Browse, 2000) این پدیده را به‌عنوان یک راهبرد ذخیره منابع برای بهبود تحمل گیاه نسبت به تنش توصیف کردند. حفاظت از یک حالت اولیه در طی زمان اساس حافظه تنش را تشکیل می‌دهد (Haider *et al.*, 2021). صرف‌نظر از اینکه آینده گیاه چه خواهد بود، اولین مرحله قرار گرفتن گیاه در معرض تنش، اثری را در گیاه باقی خواهد گذاشت که پاسخ آن به تنش‌های بعدی را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Liu *et al.*, 2021). بر این اساس حافظه تنش در گیاهان، قابلیت یک گیاه پس از قرار گرفتن در معرض عوامل تنش‌زا برای ذخیره اطلاعات تنش است، به‌طوری که در صورت مواجه شدن مجدد گیاه با تنش، به شیوه متفاوتی نسبت به آن عکس‌العمل نشان می‌دهد (Crisp *et al.*, 2016; Fleta-Soriano and Munne-Bosch, 2016). این قابلیت بخش جدایی‌ناپذیر انعطاف‌پذیری گیاه در شرایط متنوع آب و هوایی است.

مطالعات حافظه تنش در گیاهان جزئیات پرایمینگ را که با تغییرات جزئی اپی‌ژنتیک، رونویسی، پروتئومیک و فیزیولوژیک باعث ایجاد حافظه تنش در گیاهان می‌شوند، آشکار ساخته است (Liu *et al.*, 2022a; Saeidnia *et al.*, 2020a; Singh and Prasad, 2022). گرچه این مطالعات تنوع بین علائم اپی‌ژنتیک و آثار آنها بر پاسخ به تنش را نشان داده‌اند، تلفیق بیان ژن‌ها بر اثر این تغییرات و پاسخ‌های فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مورفولوژیک گیاهان در طول تنش‌های مکرر هنوز به‌خوبی بررسی نشده است. در این مقاله مروری حافظه تنش در گیاهان با تمرکز بر تنش خشکی و تغییرات اپی‌ژنتیک مرتبط با بیان ژن در طی دوره‌های



شکل ۱- ارتباط بین پرایمینگ، سازگاری و حافظه تنش در گیاهان
A: تعیین فنوتیپ، B: انعطاف‌پذیری، C: پرایمینگ، D: حافظه گیاهی

Fig. 1. Relationship between priming, adaptation and stress memory in plants
A; Phenotyping, B; Plasticity, C; Priming; D; Plant memory



شکل ۲- نمایش وضعیت کلی حافظه تنش در گیاهان

Fig. 2. Overview of stress memory in plants

مکرر تنش خشکی و ارتباط بین حافظه رونویسی و حافظه پس از رونویسی با علائم حافظه تنش با استفاده از مثال‌هایی مورد بررسی قرار گرفته است.

دسته‌بندی حافظه تنش براساس زمان وقوع تنش و نحوه توارث آن

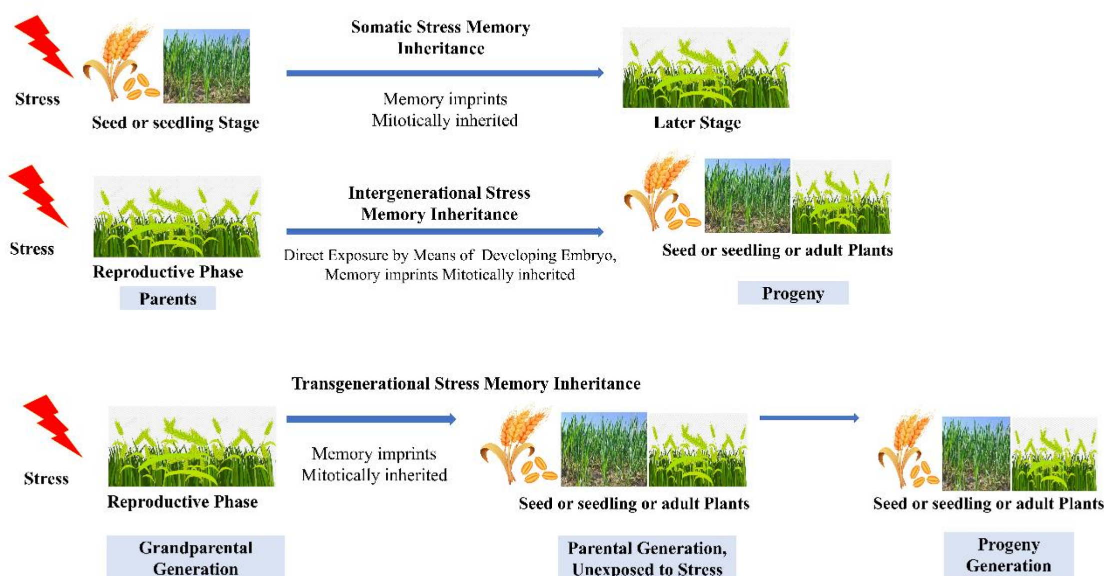
اصطلاحات متفاوتی برای توصیف انواع مختلف حافظه تنش، بر اساس مرحله رشدی گیاه که در آن پرایمینگ صورت گرفته و نحوه توارث آن، ابداع شده‌اند (شکل ۳).

حافظه تنش سوماتیکی

حافظه تنشی که از لحاظ طول مدت وقوع به یک نسل محدود شود، با عنوان حافظه تنش سوماتیکی نامیده می‌شود (Lamke and Baurle, 2017). گرچه وقوع تنش‌های غیرزیستی در مراحل مختلف رشد گیاه باعث افزایش خطر آسیب به گیاه می‌شوند، مواجهه گیاه با تنش در مراحل اولیه رشد و نمو، باعث القای حافظه تنش کوتاه مدت در گیاه شده و این امکان وجود دارد که گیاهان در صورت وقوع تنش مشابه در مراحل بعدی رشد، نسبت به آن متحمل‌تر باشند (Li and Liu, 2016). بر این اساس حافظه تنش سوماتیک دوام کوتاهی داشته و آثار آن طی فرایند میتوز به ارث می‌رسند.

حافظه تنش بین نسلی و حافظه تنش فرانسلی

قرار گرفتن گیاهان (والدینی) در معرض تنش خشکی در طی مرحله زایشی، باعث قرار گرفتن سلول‌های زایشی و بذرهای آن‌ها در معرض همان تنش می‌شود. از این رو، حافظه تنش در نتاج ممکن است به‌وسیله علائمی که به‌وسیله گیاهان والدینی به بذر یا جنین وارد می‌شوند، دیده شود. این نوع حافظه، حافظه تنش بین نسلی (Intergenerational) نامیده می‌شود و مستلزم این است که در نسل والدینی و نتاج آن‌ها،



شکل ۳- نحوه توارث انواع حافظه تنش شامل حافظه تنش سوماتیکی، بین نسلی و فرانسلی در گیاهان

Fig. 3. The inheritance mode of different stress memory including somatic, intergenerational and transgenerational stress memory in plants

سلول‌های زایای در حال رشد به‌طور مستقیم در معرض عامل تنش‌زا قرار گیرند (Lamke and Baurle, 2017). حافظه تنش فرانسلی (Transgenerational) زمانی صورت می‌گیرد که اجداد یک گیاه در مرحله زایشی در معرض تنش قرار گیرند و آثار آن در نتاجی که تحت تنش قرار نگرفته‌اند، مشاهده شود (Klengel *et al.*, 2016). از این رو، چنانچه نسل پدر بزرگ و مادر بزرگ در مرحله زایشی در معرض تنش قرار گیرند، ولی والدین در معرض آن تنش قرار نگرفته باشند، توارث فرانسلی حقیقی فقط در نتاج آن‌ها دیده می‌شود (شکل ۳).

شواهد زیادی وجود دارد که عوامل تنش‌زای محیطی ممکن است انواع مختلفی از فنوتیپ‌ها را از طریق توارث اپی‌ژنتیک در نتاج ایجاد کنند. مطالعه روی موجودات زنده مدل که در معرض تنش‌های محیطی قرار گرفته‌اند، نشان داده است که متیلاسیون DNA، تغییرات هیستونی، یا RNAهای غیرکدکننده در سلول‌های زایا، مسئول آثار فرانسلی حافظه تنش هستند. بعلاوه، مشخص شده است که در پایه مادری ممکن است سازوکاری را برای توارث فرانسلی سازگاری به تنش ایجاد شود که از نشانه‌های محیطی اجدادی ناشی می‌شود. با این حال، اینکه چگونه پیام پاسخ به تنش القاء شده به‌صورت محیطی از سلول‌های سوماتیک به سلول‌های زایا منتقل می‌شوند، همچنان نامعلوم است. RNAهای کوچک می‌توانند به‌عنوان مولکول‌های پیام‌رسان بین بافت‌ها و حتی بین نسل‌ها عمل کنند.

حافظه تنش پاسخ به عوامل تنش‌زا در گیاهان

سؤال مهمی است که اخیرا ذهن دانشمندان را به خود مشغول کرده این است که آیا گیاهان می‌توانند تنش را به خاطر بسپارند؟ مطالعات فشرده‌ای برای بررسی پیش مواجهه گیاهان با تنش‌های زیستی و غیرزیستی که پاسخ حافظه تنش را برمی‌انگیزانند، انجام شده است. این آثار حافظه گیاهان را قادر می‌سازند تا برای پاسخ دادن به رویدادهای تنش‌زای بعدی آماده

باشند (Leuendorf *et al.*, 2020). به‌عنوان مثال لاو و همکاران (Lau *et al.*, 2008) در یک آزمایش که روی سه گونه گیاهی که تحت دو غلظت دی‌اکسید کربن رشد کرده بودند، مشاهده کردند که دی‌اکسید کربن محیط مادری در مرحله پر شدن دانه باعث تغییر مقدار زیست‌توده نتاج در هر سه گونه شد. ویتل و همکاران (Whittle *et al.*, 2009) با مطالعه پاسخ تطبیقی نتاج گیاه آرابیدوپسیس به شرایط محیطی که توسط نسل قبلی تجربه شده است، به بررسی حافظه تنش پرداختند. آنها گیاهانی را که در نسل والدی و نتاج F_1 آنها در معرض تنش گرما یا سرمای خفیف قرار گرفته بودند، مورد بررسی قرار داده و گزارش کردند که افزایش دما در نسل والدینی و F_1، باعث افزایش بیش از پنج برابری سازگاری در نسل F_3 شد. آنها با بررسی تداوم حافظه تنش قبلی، گزارش کردند که حافظه تنش گرما در گیاهان نسل F_3، حتی در شرایطی که گیاهان والدی و F_1 که در معرض تنش گرما قرار گرفته و نسل F_2 آنها در شرایط بدون تنش رشد کردند، باقی ماند. در گیاه آرابیدوپسیس، به خاطر آوردن وقوع تنش شوری تا چهار نسل پیش اثبات شده و آثار فرانسلی و سوماتیک در کلیه صفات مورد ارزیابی مشاهده شده است (Groot *et al.*, 2016).

در آزمایشی که توسط گاگلیانو و همکاران (Gagliano *et al.*, 2014) روی گیاه حساس گل قهر و آشتی (*Mimosa pudica* L.) که برگ‌های آن در اثر اختلالات مکانیکی به‌سرعت تا می‌شوند، انجام شد، گزارش شد که زمانی که گیاه برای نخستین بار با یک تنش مکانیکی مواجه شد، برگ‌ها با محکم بسته شدن به آن عکس‌العمل نشان داد. با این وجود، زمانی که گیاه چندین بار در معرض همان تنش قرار گرفت، پاسخ آن تغییر کرد و آن‌طور که انتظار می‌رفت، عکس‌العمل نشان نداده و برگ‌ها باز باقی ماندند. این موضوع یک نشانه واضح از یادگیری و سازگاری است که به یادگیری و سازوکارهای حافظه اشاره دارد. نامبردگان گزارش کردند که این گیاه زمانی که به مدت یک ماه در محیط مساعد بدون اختلالات فیزیکی قرار داده شد نیز همان پاسخ آموخته شده را داشت. آنها نتیجه‌گیری کردند که گیاه گل قهر و آشتی قادر به یادگیری و به خاطر آوردن وقایعی می‌باشد که آنها را یاد گرفته است.

حافظه تنش خشکی به‌عنوان یک سازوکار سازگاری در گیاه

عکس‌العمل‌های گیاهان به تنش خشکی به‌طور گسترده‌ای مورد بررسی قرار گرفته است، زیرا امکان وقوع تنش خشکی در هر مرحله‌ای از رشد گیاه، از رویشی تا پرشدن دانه، وجود داشته و بر عملکرد گیاه اثر منفی می‌گذارد. نتایج تحقیقات درباره حافظه تنش خشکی در گیاهانی مانند گندم (Amini *et al.*, 2023)، برنج (Zheng *et al.*, 2013)، آرابیدوپسیس (van Dooren *et al.*, 2020)، علف باغ (Saeidnia *et al.*, 2020a; Nourbakhsh *et al.*, 2023) و علف پشمکی (Ghasemi *et al.*, 2024) نشان داده است که قرار گرفتن در معرض تنش خشکی در گذشته، آثاری را در گیاه به‌جای می‌گذارد که برای القای بهبود در مواجهه بعدی با تنش ذخیره می‌شوند.

حافظه تنش خشکی در عین اینکه از دیدگاه تکاملی یک راهبرد مؤثر جهت افزایش پتانسیل گیاه برای سازگاری موضعی با محیط‌های در حال تغییر محسوب می‌شود، در نتایج برخی از تحقیقات، حافظه تنش دارای آثار منفی مانند تأخیر در رشد و کاهش عملکرد گیاه اعلام شده است (Crisp *et al.*, 2016). بنابراین، اگر چه سازوکارهای حافظه تنش به‌عنوان رویکردهای سازگاری برای افزایش تحمل تنش در گیاهان تکامل یافته‌اند، این احتمال وجود دارد که عملکرد گیاه در توازن بین عملکرد و بقاء در برابر تنش، دچار کاهش شود (Godwin and Farrona, 2020).

جنبه‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی حافظه تنش

خشکی

این احتمال وجود دارد که فیزیولوژی گیاه برای بهینه‌سازی رشد و تولید مثل در محیط‌های در حال تغییر، به نحوی تنظیم شود که باعث ایجاد سازگاری‌های ساختاری و فیزیولوژیک در آنها شود (Fleta-Soriano and Munne-Bosch, 2016). در بسیاری از گونه‌های گیاهی برای به حداقل رساندن اتلاف آب، تغییر میزان فتوسنتز، تغییر محتوای فیتوهورمون‌ها و تغییر در مقدار زیست‌توده، از حافظه تنش استفاده می‌شود (Ramírez *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2016). میزان اتلاف آب از برگ‌ها به‌عنوان یک شاخص مهم برای ارزیابی شرایط رشدی گیاه است (Saeidnia *et al.*, 2018). در بوته‌های گیاه آرابیدوپسیس که در معرض تنش خشکی قرار داده شده بودند، پس از رفع تنش در طی دوره بازیابی که بوته‌ها به‌خوبی آبیاری شدند، روزنه‌ها هنوز تاحدودی بسته بودند. این واکنش برای حفظ آب در بوته‌هایی که در معرض تنش خشکی بعدی قرار گیرند، مفید است (Virlouvet and Fromm, 2015). دینگ و همکاران (Ding *et al.*, 2012) برای پی بردن به اینکه آیا گیاهان آرابیدوپسیس حافظه تنش خشکی را حفظ می‌کنند یا خیر، یک سیستم کم‌آبیاری/ آب‌رسانی مجدد طراحی کردند. نتایج نشان داد که طی دوره‌های دوم، سوم و چهارم تنش خشکی، مقدار اتلاف آب در مقایسه با تنش آبی اول کمتر بود. در بوته‌های ذرت و گیاه متحمل به خشکی *Craterostigma plantagineum* که قبلا در معرض کم‌آبی قرار داده شده بودند، محتوی آب نسبی برگ (RWC) نسبت به بوته‌هایی که برای مواجهه با دوره‌های بعدی تنش خشکی آماده نشده بودند، بالاتر بود (Liu *et al.*, 2019). نوربخش و همکاران (Nourbakhsh *et al.*, 2023) جنبه‌های فیزیولوژیک حافظه تنش خشکی را در چهار جمعیت ساختگی حاصل از پلی‌کراس علف باغ مورد بررسی قرار داده و گزارش کردند که پیش‌تیمار گیاهان با تنش خشکی، باعث افزایش معنی‌دار میانگین محتوای آب برگ، کلروفیل، پرولین و آسکوربات پراکسیداز در مقایسه با شرایط تنش شدید شد که این موضوع نشان‌دهنده پاسخ حافظه تنش در گیاهان پیش‌تیمار شده است.

یکی از پیامدهای معمول تنش خشکی تولید گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) در بخش‌های مختلف سلول است که شامل اکسیژن منفرد ($^1O_2$)، رادیکال سوپراکسید ($O_2^{\bullet-}$)، رادیکال هیدروکسیل ($OH^\bullet$) و پراکسید هیدروژن (H_2O_2) هستند. گونه‌های اکسیژن فعال در اندامک‌هایی که فعالیت اکسیداسیونی بالایی دارند (مانند پراکسی‌زوم‌ها، کلروپلاست‌ها و میتوکندری‌ها) تولید و انباشته می‌شوند. تولید بیش از حد گونه‌های اکسیژن فعال باعث پراکسیداسیون لیپیدهای غشای سلولی و تخریب پروتئین‌های آنزیمی و اسیدهای نوکلئیک می‌شود (Li and Liu, 2016). امینی و همکاران (Amini et al., 2023) طی آزمایش روی ژرم‌پلاسم ساختگی و معمولی گندم هگزاپلوئید گزارش کردند که بهبود سیستم آنتی‌اکسیدانی باعث جلوگیری از کاهش عملکرد گیاهان دو بار تنش دیده (D1D2) شد و آثار مثبت پیش تیمار تنش خشکی در گیاهان دو بار تنش دیده در مقایسه با سایر گیاهان بیشتر بود. در گیاهان برای کاهش آثار منفی گونه‌های اکسیژن فعال، فعالیت‌های آنزیم آنتی‌اکسیدانی و بیان ژن‌های مرتبط با این آنزیم‌ها افزایش یافته و در نتیجه تحمل و سازگاری گیاه به تنش خشکی ایجاد می‌شود (Hou *et al.*, 2021). بر اساس نظر لوکیک و همکاران (Lukić *et al.*, 2023)، سیستم آنتی‌اکسیدانی از طریق تغییر در الگوی فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیداتیو مانند سوپراکسید دیسموتاز (SOD) و پراکسیداز (POD) و دفاع غیرآنزیمی آنتی‌اکسیدانی نقش مهمی در شکل‌گیری حافظه تنش خشکی ایفا می‌کند. آنها گزارش کردند که در گیاه دم‌روباهی (*Alopecurus pratensis* L.) در صورتی که

والدین دچار تنش شده باشند، هر دو آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز و پراکسیداز در نتاج حاصل از والدین افزایش بیان نشان می‌دهند. لیو و همکاران (Liu *et al.*, 2022b) نیز گزارش کردند که افزایش تنظیم سیستم آنتی‌اکسیدانی یکی از سازوکارهای اصلی موثر در حافظه تنش خشکی فرانسلی است.

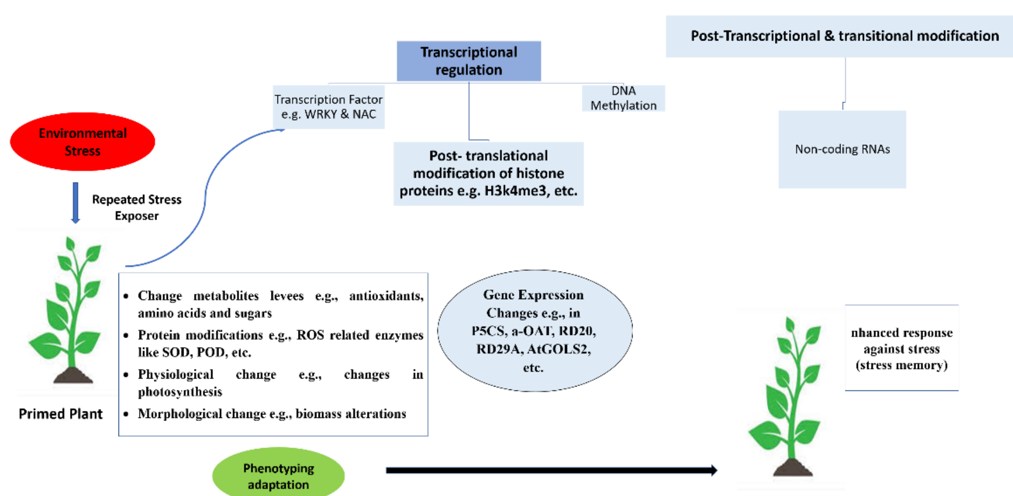
لوکیک و همکاران (Lukić *et al.*, 2023) گزارش کردند که در نتاج حاصل از والدین تنش دیده، در اثر افزایش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز (CAT) و آسکوربات پراکسیداز (APX)، پراکسید هیدورژن به اکسیژن و آب تبدیل می‌شود. تنظیم بالای فعالیت سوپراکسید دیسموتاز و حذف رادیکال‌های آنیون سوپراکسید در نتاج حاصل از والدین تحت تنش خشکی، باعث کاهش سطح تنش اکسیداتیو در نتاج شد. علاوه بر این، محتوای مالون‌دی‌آلدئید در شرایط پرایمینگ فرانسلی تنش خشکی، می‌تواند به‌دلیل افزایش کلاته شدن یون‌های سمی آهن باشد که باعث شروع سنتز لیپیدها و تشکیل مالون‌دی‌آلدئید می‌شود. سرعت فتوسنتز نسبت به تنش‌های غیرزیستی، به‌ویژه تنش کم‌آبی، حساس است. کاهش میزان فتوسنتز در تنش کم‌آبی عمدتا به‌دلیل پایین بودن میزان انتشار دی‌اکسید کربن از اتمسفر به محل‌های کربوکسیلاسیون است (Wang *et al.*, 2015). گزارش شده است که پیش‌تیمار بوته‌های جو با تنش ملایم خشکی، باعث حفظ تداوم زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی در طی تنش‌های بعدی شد (Li *et al.*, 2016). حافظه تنش خشکی در گیاه ناز یخی (*Aptenia cordifolia*) که با تنش‌های مکرر مواجه شده بودند نیز گزارش شده است. در بوته‌های *A. cordifolia* که دو بار در معرض تنش قرار گرفته بودند، در مقایسه با گیاهانی که در معرض تنش قرار نگرفته بودند، افزایش نسبت کلروفیل *a* به *b* افزایش داشت (Fleta-Soriano *et al.*, 2015). میزان آبسیزیک اسید (ABA) در گیاهان در پاسخ به کم‌آبی از طریق یک تعادل پیچیده سنتز، تخریب یا ترکیب آنها افزایش می‌یابد. نتایج آزمایش روی گیاه *A. cordifolia* نشان داد که میزان آبسیزیک اسید در برگ‌هایی که با دو دوره تنش خشکی مواجه شده بودند، در مقایسه با گیاهانی که فقط یک بار در معرض تنش قرار گرفته بودند، بیشتر بود (Fleta-Soriano *et al.*, 2015). نتایج مطالعه روی گندم بهاره (*Triticum aestivum* L. cv. Vinjett) نشان داد که بوته‌هایی که از نسل قبل در معرض تنش کم‌آبی ملایم قرار گرفته بودند، در مقایسه با بوته‌هایی که در معرض تنش قرار نگرفته بودند، محتوای آبسیزیک اسید بیشتری داشتند و پیش‌تیمار با تنش کم‌آبی تدریجی باعث افزایش عملکرد دانه شد (Wang *et al.*, 2015).

در گیاهان، حافظه تنش خشکی می‌تواند از طریق تنظیم اتلاف آب، گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) و فتوسنتز، باعث تأثیر مثبت بر زیست توده و یا عملکرد دانه داشته باشد. در یک آزمایش درباره اثر طولانی مدت حافظه تنش، عملکرد غده سیب‌زمینی با استفاده از غده‌های تیمار شده و تیمار نشده مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان داد که در غده‌هایی که با کم‌آبی ملایم پیش‌تیمار شده بودند، در شرایط رشدی مشابه نسبت به غده‌هایی که در شرایط رطوبتی مناسب تولید شده بودند، عملکرد بالاتری داشتند (Ramírez *et al.*, 2015).

سازوکارهای مولکولی و تغییرات اپی‌ژنتیک کنترل‌کننده حافظه تنش در گیاهان

لیو و همکاران (Liu *et al.*, 2022a) در تلاش برای درک مبانی مکانیکی حافظه تنش گزارش کردند که سازوکارهای تنظیمی در سطح رونویسی از لحاظ پاسخ به یک محرک تنش‌زای منفرد و محرک‌های تنش‌زای متعدد، متفاوت هستند. تغییرات الگوهای بیان ژن‌های مرتبط با حافظه تنش اغلب با تغییرات در وضعیت کروماتین مرتبط هستند. پاسخ‌های مولکولی حافظه تنش در دو سطح سازوکارهای سیس و ترانس عمل می‌کنند. به این ترتیب که حافظه روی علائم کروماتینی

(شامل متیلاسیون DNA و تغییرات هیستونی) ایجاد شده و توسط حلقه‌های بازخورد و تقسیم سیتوزول حفظ می‌شود (de Freitas Guedes *et al.*, 2019). مواجهه چندباره گیاهان با تنش خشکی آنها را قادر می‌سازد تا در مواجهه با یک تنش جدید با تغییرات سازشی سریع‌تری در مقایسه با گیاهانی که قبلا در معرض تنش خشکی نبوده‌اند، عکس‌العمل نشان دهند (Li and Liu, 2016). شواهد زیادی حاکی از وجود حافظه تنش است که شامل حفظ پاسخ به تنش به‌وسیله تغییرات رونویسی، ترجمه‌ای یا اپی‌ژنتیکی (متیلاسیون DNA و تغییرات هیستونی) باشد که در شکل ۴ به‌طور خلاصه نمایش داده شده است (Sousa *et al.*, 2022).



شکل ۴- برهمکنش کنترل بیان ژن در طی قرار گرفتن مداوم گیاه در معرض تنش‌های محیطی

توارث اپی‌ژنتیک تنظیم‌کننده‌هایی مانند تغییرات هیستونی و متیلاسیون DNA و تغییر RNAهای تنظیم‌کننده و عوامل رونویسی، بیان ژن را تحت تأثیر قرار داده و باعث تغییر در فنوتیپ گیاه می‌شود

Fig. 4. Interactions between the control of gene expression during repeated exposure and stress responses of plants

Inheritance of epigenetic regulators like histone modifications and DNA methylation and the alteration of regulatory RNAs and transcription factors affect the expression of genes, thereby causing changes in phenotypes of the plant

سازوکارهای اپی‌ژنتیک مانند متیلاسیون DNA، تغییرات هیستونی و تغییرات ساختار کروماتین نقش مهمی در تنظیم بیان ژن‌های دخیل در توارث اپی‌ژنتیک گیاهان دارند (Friedrich *et al.*, 2019). تغییرات اپی‌ژنتیکی اغلب از طریق تقسیمات میتوزی سلول به ارث رسیده و به نسل بعد منتقل می‌شوند (Kinoshita and Seki, 2014). طبق نظر گادوین و فارونا (Godwin and Farrona, 2020)، متیلاسیون DNA و تغییرات هیستونی علائم اپی‌ژنتیکی را در کروموزوم‌ها بوجود می‌آورند که باعث پایداری بیان ژن و سایر ویژگی‌های کروموزومی می‌شوند. به‌علاوه، RNAهای غیرکدکننده با تأثیر روی توزیع علائم اپی‌ژنتیک، بیان ژن را در سطوح رونویسی و پس از رونویسی تنظیم کرده و نقش مهمی در کنترل اپی‌ژنتیک حافظه تنش

دارند (Thiebaut *et al.*, 2019). تنظیم رونویسی نتیجه آثار ترکیبی ویژگی‌های ساختاری کروماتین و برهمکنش عوامل رونویسی نیز می‌باشد. تنظیم رونویسی توسط عوامل رونویسی (TFs) شرط اصلی برای استقرار شبکه بیان ژن بوده و در کنترل حافظه تنش موثر است (Crisp *et al.*, 2016). فهرست ژن‌های شناسایی شده دخیل در حافظه تنش در جدول ۱ ارائه شده است. در این بخش، خلاصه یافته‌های فعلی در مورد سازوکارهای تنظیم بیان ژن مرتبط با حافظه تنش خشکی ارائه شده است.

جدول ۱- ژن‌های شناسایی شده دخیل در حافظه تنش گیاهان

Table 1. The identified genes involved in stress memory in plants

Genes اسامی ژن‌ها	Plant گیاه	Stress type نوع تنش	Reference منبع
AP2/ERF	*Arabidopsis thaliana*	Dehydration stress	Ding *et al.*, 2013; Ding *et al.*, 2014
bHLH	*Arabidopsis thaliana*	Dehydration stress	Ding *et al.*, 2013; Ding *et al.*, 2014
homeo_ZIP	*Arabidopsis thaliana*	Dehydration stress	Ding *et al.*, 2013; Ding *et al.*, 2014
MYB	*Arabidopsis thaliana*	Dehydration stress	Ding *et al.*, 2013; Ding *et al.*, 2014
ZF	*Arabidopsis thaliana*	Dehydration stress	Ding *et al.*, 2013; Ding *et al.*, 2014
CCAAT	*Arabidopsis thaliana*	Dehydration stress	Ding *et al.*, 2013; Ding *et al.*, 2014
b_ZIP	*Arabidopsis thaliana*	Dehydration stress	Ding *et al.*, 2013; Ding *et al.*, 2014
WRK	*Arabidopsis thaliana*	Dehydration stress	Ding *et al.*, 2013; Ding *et al.*, 2014
AP2	*Glycine max* L.	Drought stress	Kim *et al.*, 2020
NAM	*Glycine max* L.	Drought stress	Kim *et al.*, 2020
MYB	*Glycine max* L.	Drought stress	Kim *et al.*, 2020
bZIP_1	*Glycine max* L.	Drought stress	Kim *et al.*, 2020
WRKY	*Glycine max* L.	Drought stress	Kim *et al.*, 2020
RD29B	*Arabidopsis thaliana*	Drought stress	Liu *et al.*, 2014
RAB18	*Arabidopsis thaliana*	Drought stress	Liu *et al.*, 2014
H3K4me3	*Arabidopsis thaliana*	Drought stress	Liu *et al.*, 2014;
PRC2	*Arabidopsis thaliana*	Drought stress	Borg *et al.*, 2020

تنظیم اپی‌ژنتیک در سطح رونویسی

تغییرات هیستونی و حافظه تنش خشکی

DNA یوکاریوت‌ها در ساختارهای هشت وجهی به نام نوکلئوزوم متشکل از هشت پروتئین هیستونی با بار مثبت (H2A، H2B، H3 و H4) قرار دارد. هیستون‌های H2A، H2B، H3 و H4 معمولا در اثر متیلاسیون، استیلاسیون، یوبی‌کوئیتیناسیون، فسفوریلاسیون، بیوتینیلاسیونو ADP-ریبوزیلاسیون در جایگاه‌های لیزین و آرژنین، دچار تغییرات کووالانسی می‌شوند (Zentner and Henikoff, 2013). متیلاسیون هیستون شامل تک ، دی و تری متیلاسیون عمد تا روی بقایای لیزین و آرژنین اتجام می‌شود (Zentner and Henikoff, 2013). علائم هیستونی نوعی تغییرات کروماتینی هستند که با ژن‌های مسئول حافظه تنش خشکی و متعاقب آن، افزایش رونویسی در پاسخ به تنش‌های خشکی مکرر، مرتبط هستند. در یک آزمایش پروفایل تری‌متیلاسیون لیزین ۴ و لیزین ۲۷ هیستون H3 (H3K4me3 و H3K27me3) برای پنج ژن حافظه تنش کم‌آبی در گیاه آرابیدوپسیس مورد مطالعه قرار گرفت. نتایج نشان داد که پاسخ‌های حافظه متمایز بوده و رونویسی‌های متفاوتی در طی آبیاری مجدد مشاهده شدند. H3K27me3 (تری‌متیلاسیون لیزین ۲۷ هیستون H3) که به‌عنوان یک مهارکننده کروماتین برای ژن‌های تنظیم شده شناخته شده است، باعث توقف رونویسی ژن‌های مرتبط با تنش کم‌آبی نمی‌شود (Liu *et al.*, 2014).

متیلاسیون DNA یک فرآیند بیوشیمیایی مهم در رشد و نمو جانداران عالی است. در این فرآیند، یک

گروه متیل به موقعیت ۵ حلقه پیریمیدین سیتوزین یا به نیتروژن شماره ۶ حلقه پورین آدنین اضافه می‌شود. این تغییر از طریق تقسیمات سلولی به نسل بعد منتقل شده و نقش تعیین‌کننده‌ای در رشد و نمو و تمایز سلولی جانداران عالی دارد و باعث تغییر الگوی بیان ژن‌ها در سلول‌ها می‌شود.

استیلاسیون پروتئین‌های هیستونی یکی از مهم ترین فرآیندهای اپی‌ژنتیکی است که برای تنظیم بیان ژن‌ها انجام می‌شود. کروماتین در اثر اتصال گروه استیل به دنباله هیستونی نوکلئوزوم‌ها، باعث می‌شود رشته DNA را در دسترس عوامل رونویسی و سایر پروتئین‌های تنظیم کننده بیان ژن قرار گیرد.

یوبی‌کوئتین (Ubiquitin) یک پروتئین کوچک است که در کلیه سلول‌های یوکاریوتی وجود دارد. توالی آمینواسیدی این پروتئین در موجودات مختلف در طول تکامل ثابت باقی‌مانده است که نشان دهنده نقش مهم این پروتئین در متابولیسم سلولی است. فرآیند نشانه‌گذاری پروتئین با یوبی‌کوئتین (Ubiquitination) شامل مراحل زیر است: ۱- فعال کردن یوبی‌کوئتین که خود شامل دو مرحله است که توسط آنزیم فعال کننده Ubiquitin یا E1 انجام می‌شود. در مرحله اول ترکیب واسطه یوبی‌کوئیتین آدنیلات تولید می‌شود. مرحله دوم شامل انتقال یوبی‌کوئتین به جایگاه فعال E1 با مصرف ر ATPو تولید AMP است. این مرحله در اثر پیوند تیواستری بین انتهای C ترمینال گروه کربوکسیل یوبی‌کوئتین و گروه سولفیدریل سیستئین E1 انجام می‌شود. ۲- انتقال یوبی‌کوئتین از E1 به سیستئین جایگاه فعال آنزیم کونژوگه کننده یوبی‌کوئتین به نام E2 که از طریق واکنش ترانس استریفیکاسیون انجام می‌شود. ۳- مرحله سوم معمولا نیازمند فعالیت یکی از ۱۰۰ لیگاز پروتئین - یوبی‌کوئتین به‌عنوان E3 است که اغلب با عنوان لیگاز یوبی‌کوئتین نامیده می‌شود. این آنزیم به‌عنوان محل تشخیص دهنده سوبسترای این سیستم عمل کرده و قابلیت واکنش همزمان با سوبسترا و E2 را دارد.

فسفریلاسیون به اضافه شدن یک گروه فسفات (PO_4) به پروتئین یا سایر مولکول‌های آلی اطلاق می‌شود. فسفریلاسیون یک فرآیند بیوشیمیایی تنظیم‌کننده فعالیت پروتئین‌ها است که توسط آنزیم‌های کیناز انجام می‌شود و آنزیم‌های فسفاتاز در جهت عکس کینازها، برای زدودن گروه فسفات عمل می‌کنند. انرژی مورد نیاز از ATP که نتیجه نهایی تنفس سلولی است، تامین می‌شود.

بیوتینیلاسیون به تغییراتی که با استفاده از مولکول‌های بیوتین در مولکول‌های مختلف ایجاد می‌شود، اطلاق می‌شود. در اثر بیوتینیلاسیون مشتقات حاصل به‌صورت کووالانسی به یک یا دو مولکول دو حلقه‌ای بیوتین متصل می‌شوند.

ADP-ریبوزیلاسیون پروتئین افزوده شدن یک یا چند بخش ADP- ریبوز به یک پروتئین است که به‌عنوان یک اصلاح مهم پس از ترجمه، نقش‌های مهمی در چندین فرآیند بیولوژیکی و سلولی از جمله پیام‌رسانی سلولی، ترمیم DNA، تنظیم ژن و آپوپتوز ایفا می‌کند. ADP-ریبوزیلاسیون توسط گروهی از آنزیم‌ها به نام ADP-ribosyltransferases (ARTs) کاتالیز می‌شود. ARTها با استفاده از NAD^+ به‌عنوان دهنده، به‌صورت کووالانسی، بخش‌های ADP-ریبوز منفرد یا چندگانه را از NAD^+ به سوبستراها پیوند می‌دهند و مونو ADP-ریبوزیلاسیون یا پلی ADP-ریبوزیلاسیون (PARylation) را بوجود می‌آورند. کیم و همکاران (Kim *et al.*, 2012) افزایش در H3K4me3 را در نواحی کدکننده ژن‌های پاسخ‌گو به تنش خشکی یعنی RD20، RD29A و AtGOLS2 گزارش کردند. افزایش در پاسخ به تنش خشکی پس از غیرفعال شدن ژن در اثر آب‌رسانی مجدد نیز حفظ شد. در مقابل، اگرچه H3K9ac در طی تنش خشکی افزایش داشت، به‌سرعت به غیرفعال شدن ژن پس از آب‌رسانی مجدد پاسخ داده و پس از آب‌رسانی فعالیت آن به شدت کاهش یافت.

این موضوع نشان می‌دهد که احتمالاً H3K4me3 به‌عنوان یک نشانه اپی‌ژنتیک حافظه تنش عمل می‌کند. با قرار گرفتن بوته‌های آرابیدوپسیس در معرض تنش‌های خشکی مکرر، گرچه ژن‌های *RD29B* و *RAB18* به سطح رونویسی اولیه و به زمانی که گیاهان مجددا آبیاری شدند، برگشتند، اما به‌طور غیرمعمولی با سطوح بالای H3K4me3 و Ser5P پلیمراز II همراه بودند که این موضوع نشان می‌دهد RNA پلیمراز II به تعویق افتاده و یا از فعالیت آن ممانعت شده است (Ding *et al.,* 2012). این مشاهدات نتایج آزمایش کیم و همکاران (Kim *et al.,* 2012) را در خصوص اینکه H3K4me3 یک نشانه اپی‌ژنتیک از حافظه تنش خشکی است، تأیید می‌کند. مفهوم حافظه رونویسی در اثر بازگشت مشاهده شده سطوح رونوشت به سطح اولیه، در طی خودبازیابی و القای بالاتر سطح رونوشت، پس از قرار گرفتن مجدد در معرض تنش، اثبات شد. تیان و همکاران (Tian *et al.,* 2022) در گیاه پنبه (*Gossypium hirsutum* L.) نشان دادند که H3K4me3 برای افزایش تنظیم ژن‌های حافظه تنش *GhNCED9*، *GhPYL9-11A*، *GhP5CS1* و *GhSnRK2* در طی تنش‌های مکرر ضروری است و سطح آن در روز پنجم پس از خودبازیابی به‌طور قابل توجهی کاهش یافت.

استیلاسیون هیستونی با انتقال گروه استیل به زنجیره‌های جانبی لیزین برگشت‌پذیر بوده و قادر است بار مثبت باقی‌مانده لیزین را خنثی کند (Vyse *et al.,* 2020). سطح استیلاسیون لیزین ۹ مربوط به H3K9ac با وضعیت فعال بیان ژن ناشی از کم‌آبی مرتبط است (Kim *et al.,* 2012). تجزیه و تحلیل ژنومی تغییرات هیستونی در گیاه ذرت نشان داد که تغییرات هیستونی القاء شده به‌وسیله تنش خشکی ممکن است پس از رفع تنش نیز باقی بماند. در شرایط تنش خشکی H3K4me3 نسبت به H3K27me3 و H3K9ac، پیوستگی بیشتری با تغییرات بیان ژن دارد (Forestan *et al.,* 2020).

متیلاسیون DNA و حافظه تنش

در شرایط نامساعد محیطی، برخی از سازوکارها در سلول‌های گیاهی شکل می‌گیرند که بدون ایجاد تغییر در توالی‌های نوکلئوتیدی، باعث سازگاری به تنش‌های محیطی شده یا تسریع نموده و به نسل بعد منتقل می‌شود که به آن تغییرات اپی‌ژنتیکی اطلاق می‌شود (Smulders and Klerk, 2011). بروس و همکاران (Bruce *et al.,* 2007) گزارش کردند که تغییرات اپی‌ژنتیک در سازگاری گیاه با شرایط تنش، از جمله عوامل مهم در فعال شدن حافظه تنش در گیاهان محسوب می‌شود. واژه "اپی" ریشه یونانی به معنای "فراگرفته شده"داشته و علم اپی‌ژنتیک شامل حوادث سلولی قابل توارث است که مبتنی بر تغییر در توالی مولکول DNA نبوده و با اصول ژنتیکی قابل تفسیر نیست (Smulders and Klerk, 2011). واژه اپی‌ژنتیک تعیین‌کننده همه تغییرات میتوزی و میوزی قابل توارث است که توسط DNA رمزگذاری نمی‌شوند. تغییرات اپی‌ژنتیکی در واقع یک لایه به تغییرات پیچیده فنوتیپی گیاهان می‌افزاید، زیرا برخلاف تغییرات ژنتیکی، این تغییرات برگشت‌پذیر بوده و به‌وسیله محرک‌های محیطی القاءشده و با انتقال به نسل بعد، باعث طراحی برنامه‌های متنوع سلولی می‌شوند. در موجودات زنده، تکامل اپی‌ژنتیکی ممکن است به پیام‌های محیطی پاسخ داده و باعث سازگاری به شرایط مختلف محیطی شود. چنین تغییراتی باعث انعطاف‌پذیری فنوتیپی در یک نسل (بین فرزندان) و یا تغییر توارثی در بین نسل‌ها (یعنی والدین به نتاج) خواهد شد (Gratovol *et al.,* 2012). علم اپی‌ژنتیک، فراتر از علم ژنتیک بوده و چند ویژگی مهم دارد: ۱- در اپی‌ژنتیک توالی DNA تغییر نمی‌کند، بلکه الگوی بیان ژن و در نتیجه عملکرد آن تغییر خواهد کرد. این عمل از طریق افزودن گروه‌های شیمیایی مختلف به DNA یا پروتئین‌های محاصره شده با رشته‌های DNA (هیستون)، رخ می‌دهد. ۲- این تغییرات در تنش‌های کوتاه مدت، منعطف (الاستیک) و برگشت‌پذیر هستند، اما در

صورتی که تنش ادامه‌دار باشد، به‌دلیل فرآیند سازگاری، تغییرات فنوتیپی قابلیت توارث پیدا می‌کنند و ۳- اپی‌ژنتیک باعث می‌شود تنش، به‌صورت یک تجربه در حافظه گیاه باقی مانده و در صورتی که مجددا همین شرایط بوجود بیاید، گیاه تجربه پیشین را به خاطر آورده و باعث تحمل آن به تنش شده و در نتیجه کمترین افت عملکرد را خواهد داشت (Bossdorf *et al.*, 2008).

متیلاسیون DNA یک تغییر اپی‌ژنتیک قابل توارث است که با مهار رونویسی مرتبط بوده و برخلاف متیلاسیون هیستونی، بدون تغییر در موقعیت کربن پنجم بقایای سیتوزین رخ می‌دهد (Ueda and Seki, 2020). این فرآیند توسط متیل‌ترانسفرازهای DNA روی کربن پنجم بازهای سیتوزینی به‌صورت متقارن (CG و CHG، H=A, T یا C) و نامتقارن (CHH) کاتالیز می‌شود (Vyse *et al.*, 2020). متیلاسیون DNA یک فرآیند برگشت‌پذیر بوده و با رشد و نمو گیاه و پاسخ‌های آن مرتبط است. در اثر عمل متیلاز، توالی DNA ژن‌ها تغییر نمی‌کند، ولی عمل ژن در پاسخ به محرک‌های محیطی خارجی تغییر می‌کند. رویدادهای دمتیلاسیون (حذف گروه متیل از DNA) معمولا باعث فعال‌سازی ژن‌ها می‌شود، در حالی که متیلاسیون در نواحی تنظیم‌کننده یا کدکننده، مانع بیان ژن‌های هدف می‌شود (Sousa *et al.*, 2022). این تغییر معمولا در نسل‌های آینده به ارث می‌رسد تا حافظه اپی‌ژنتیکی شکل گرفته و به اصلاح ارقام جدید زراعی متحمل به تنش کمک می‌کند. اضافه شدن گروه‌های متیل به DNA و اضافه شدن گروه‌های استیل، متیل و فسفات به هیستون‌ها، تغییرات اپی‌ژنتیکی هستند که بدون ایجاد تغییر توالی یا نوع نوکلئوتیدهای DNA، باعث تغییر بیان ژن‌ها و در نتیجه صفات موجود زنده می‌شوند. این گروه‌ها پیوندهای غیرکووالانسی پروتئین‌ها با DNA را تغییر داده و در نتیجه DNA فشرده‌تر یا بازتر می‌شود. آنزیم‌های DNA متیل‌ترانسفراز (Dnmts) گروه متیل-S آدنیل متیونین (SAM) را به سیتوزین اضافه می‌کند. Dnmt1 در طول همانندسازی DNA گروه‌های متیل با الگوی رشته‌های والدی را به رشته‌های در حال سنتز اضافه می‌کند. Dnmt3a و Dnmt3b با ایجاد الگوهای جدید متیلاسیون DNA ، به تنظیم بیان ژن‌ها کمک می‌کنند. متیلاسیون DNA با استفاده از پروتئین‌های درگیر در بیان ژن یا ممانعت از اتصال عوامل نسخه‌برداری به DNA، باعث تنظیم بیان ژن می‌شوند. متیلاسیون DNA با کاهش پایداری ترمودینامیکی، ساختار سه‌بعدی DNA و اتصال آن به پروتئین‌ها را تغییر می‌دهد. تغییر اتصال DNA به پروتئین بیان ژن‌ها را تغییر می‌دهد (Akbari, 2015).

در گیاه برنج نتاج خودگشن ارقام حساس به تنش، در شرایط تنش بعدی نسبت به بوته‌های شاهد، افزایش دی‌متیلاسیون DNA را در ژن‌های *P5CS* و *δ-OAT* داشتند. این موضوع نشان می‌دهد که تجمع پرولین طی تنش‌های خشکی مکرر در اثر متیلاسیون DNA تسهیل شده و در نتیجه بیان این ژن‌ها افزایش می‌یابد. ثبات دمتیلاسیون DNA این ژن‌ها از طریق افزایش تجمع پرولین و متعاقبا سطوح بالاتر بیان ژن‌ها، هم در گیاهان یک بار تنش دیده و هم در گیاهان دو بار تنش دیده رشد یافته در شرایط بدون تنش، مشاهده شد (Zhang *et al.*, 2013). در یک آزمایش نقش الگوهای متیلاسیون DNA در سطح کل ژنوم در حافظه تنش، در گیاهچه‌های آرابیدوپسیس در شرایط تنش خشکی شبیه‌سازی شده مورد ارزیابی قرار گرفت. نتایج نشان داد که هیچ‌گونه همبستگی بین سطوح متیلاسیون DNA و الگوهای بیان ژن وجود نداشت (Colaneri and Jones, 2013). ارزیابی الگوهای متمایز متیلاسیون DNA در گیاه برنج با استفاده از لاین‌های حساس به خشکی، لاین‌های متحمل به تنش و هیبریدهای F_1 آنها نشان داد که متیلاسیون DNA با تحمل تنش همبستگی داشت و هیپومتیلاسیون DNA شاخصی از تحمل تنش بود. الگوهای متیلاسیون DNA

شناسایی شده به‌وسیله تجزیه و تحلیل DNA شواهدی را برای متیلاسیون DNA القاء شده به‌وسیله تنش خشکی پیوسته با پاسخ‌های سازگاری در برنج را فراهم آورده است (Sapna *et al.*, 2020). نتایج تحقیق روی توت فرنگی وحشی (*Fragaria vesca*) نشان داد که تنش مکرر باعث کسب حافظه اپی‌ژنتیکی پایدار در سطح متیلاسیون DNA می‌شود (De Kort *et al.*, 2020). ارزیابی‌های انجام شده درسطح کل ژنوم گیاه *Boea hygrometrica* نشان داد که متیلاسیون DNA کاربردهای بالقوه‌ای در حافظه تنش کم‌آبی دارد (Sun *et al.*, 2021). بررسی رابطه بین بیان ژن‌های حافظه تنش با نواحی DNA متیله شده نشان داد که ۵۳۷۳ رونوشت حافظه تنش به‌وسیله متیلاسیون DNA تنظیم می‌شوند (Li *et al.*, 2019). کو و همکاران (Kou *et al.*, 2021) نقش متیلاسیون DNA در حافظه تنش خشکی ارقام برنج در شرایط تنش‌های مکرر خشکی و تیمارهای خودبازیابی را مورد بررسی قرار دادند. نتایج آزمایش آنان نشان داد که نواحی متیله شده (DMRها) شناسایی شده، در اثر بیان ژن و تنظیم عناصر جابجا شونده، باعث تحمل تنش می‌شوند. DMRهای حافظه تنش در ناحیه پرموتور *LOC_Os05g38150* و در بدنه ژن *LOC_Os08g33720* مشاهده شدند و باعث تنظیم مستقیم بیان ژن‌های حافظه تنش خشکی در برنج شدند (Kou *et al.*, 2021). تنش خشکی در مرحله رشد رویشی باعث تغییر سطوح کلی متیلاسیون DNA در سلول‌های محافظ روزنه در برنج شد و این تغییرات زمانی که تنش خشکی در مرحله رشد زایشی به‌طور مکرر رخ داد نیز به‌دلیل ثبات ژنومی بیشتر در این مرحله، همچنان باقی ماندند (Auler *et al.*, 2021). تجزیه و تحلیل بیان ژن نشان داد که فراوانی پروتئین‌ها همبستگی مثبتی با بیان ژن‌های کدکننده آنها دارد. در مجموع، شواهد زیادی مبنی بر نقش سازوکارهای مبتنی بر کروماتین را در پاسخ‌های رونویسی حافظه تنش مرتبط با تنش خشکی وجود دارد (Godwin and Farrona, 2020).

نتیجه‌گیری و چشم‌اندازهای آینده

تغییرات اقلیم و توزیع غیریکنواخت نزولات آسمانی به تهدید جدی برای تولیدات کشاورزی و امنیت غذایی تبدیل شده و به حداقل رساندن آثار نامطلوب تغییر اقلیم و تأمین نیاز غذایی جمعیت رو به رشد جهان، یک مسئله ضروری است. روش‌های متداول (گزینش و دورگ‌گیری) و اخیرا مهندسی ژنتیک (فناوری تراریخته، جهش ژنی و اصلاح پلی‌پلوئیدی) دارای محدودیت‌هایی مانند زمان‌بر بودن، نیاز به نیروی انسانی زیاد و محدودیت‌های مربوط به مسائل ایمنی زیستی و محیط زیست می‌باشند. از این رو، فناوری‌های جایگزین به‌عنوان راه‌حل‌های امیدوارکننده ظهور یافته‌اند. تغییرات در اپی‌ژنوم، ترانسکریپتوم، پروتئوم و متابولوم، پس از مواجهه با تنش، باعث ایجاد حافظه تنش شده و باعث می‌شود گیاهانی که بعدها با تنش مواجه می‌شوند، پاسخ‌های قوی‌تر و مناسب‌تری به تنش داشته باشند. کشف پتانسیل این پدیده‌ها در گیاهان زراعی و چگونگی استفاده از آن در برنامه‌های به‌نژادی نیازمند رویکردهای تلفیقی است. پی بردن به این موضوع که گیاهان می‌توانند رویدادهای تنش‌زای گذشته را به‌خاطر بسپارند و آن را به نتاج خود منتقل کنند، فرصتی برای تنظیم ساختار اپی‌ژنتیکی گیاهان و درک اینکه چگونه و کدام ژن‌ها برای تنظیم رشد گیاه و سازگاری با محیط بیان می‌شوند، فراهم می‌کند. البته سطح به‌خاطر سپاری تنش در بین ژنوتیپ‌های مختلف گیاهی و همچنین از تنشی به تنش دیگر، بسیار متفاوت است. این موضوع اهمیت تنوع ژنتیکی گیاهان را در مواجه با تنش‌های محیطی اثبات می‌نماید. همان‌طور که در این مقاله شرح داده شد، شناسایی فرایندهای دخیل در حافظه تنش گیاه، به روش‌های مؤثر و مناسبی برای کشاورزی سازگار با محیط زیست و پایدار تبدیل شده‌اند. در حال

حاضر، با اینکه شواهد فزاینده‌ای از کارآمدی کاهش آثار منفی تنش کم‌آبی براساس سیستم ایمنی گیاه وجود دارد، شناسایی سازوکارهای بیوشیمیایی و مولکولی حافظه گیاهی و پرایمینگ بذر برای کاربردهای دقیق و قابل اعتماد این رویکرد، نیاز به تحقیقات بیشتری دارد. به‌علاوه لازم است تحقیق درباره مدت دوام حافظه تنش و چگونگی افزایش آثار مثبت حافظه گیاهی و حفظ آن، ادامه داده شود.

منابع مورد استفاده

References

Akbari, F. 2015. DNA methylation mechanism, its position and function in genetic activities. International Conference on Applied Research in Agriculture, Tehran, Iran. https://civilica.com/doc/414841.

Amini, A., Majidi, M.M., Mokhtari, N. and Ghanavati, M. 2023. Drought stress memory in a germplasm of synthetic and common wheat: antioxidant system, physiological and morphological consequences. *Scientific Reports*, 13(1), 8569. https://doi.org/10.1038/s41598-023-35642-2

Auler, P.A., do Amaral, M.N., Braga, E.J.B. and Maserti, B. 2021. Drought stress memory in rice guard cells: Proteome changes and genomic stability of DNA. *Plant Physiology and Biochemistry*, 169, pp.49–62. https://doi.org/10.1016/J.PLAPHY.2021.10.028

Borg, M., Jacob, Y., Susaki, D., LeBlanc, C., Buendía, D., Axelsson, E., Kawashima, T., Voigt, P., Boavida, L., Becker, J., Higashiyama, T., Robert Martienssen R. and Berger, F. 2020. Targeted reprogramming of H3K27me3 resets epigenetic memory in plant paternal chromatin. *Nature Cell Biology*, 22(6), pp. 621-629. https://doi.org/10.1038/s41556-020-0515-y.

Bossdorf, O., Richards, C.L. and Pigliucci, M. 2008. Epigenetics for ecologists. *Ecology Letters*, 11, pp.106-115. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01130.x

Bruce, T.J., Matthes, M.C., Napier, J.A. and Pickett, J.A. 2007. Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms. *Plant Science*, 173, pp.603-608. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2007.09.002

Colaneri, A.C. and Jones, A.M. 2013. Genome-wide quantitative identification of DNA differentially methylated sites in Arabidopsis seedlings growing at different water potential. *PLoS ONE*, 8(4), 8:e59878. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059878

Crisp, P.A., Ganguly, D., Eichten, S.R., Borevitz, J.O. and Pogson, B.J. 2016. Reconsidering plant memory: Intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics. *Science Advances*, 2(2), e1501340. https://doi.org/10.1126/sciadv.1501340

de Freitas Guedes, F.A., Menezes-Silva, P.E., DaMatta, F.M. and Alves- Ferreira, M. 2019. Using transcriptomics to assess plant stress memory. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 31, pp.47–58. https://doi.org/10.1007/s40626-018-0135-0

Dekker, J. and Misteli, T. 2015. Long-range chromatin interactions. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 7(10), a019356. https://doi.org/10.1101/cshperspect.a019356.

De Kort, H., Panis, B., Deforce, D., Van Nieuwerburgh, F. and Honnay, O. 2020. Ecological divergence of wild

strawberry DNA methylation patterns at distinct spatial scales. *Molecular Ecology*, 29, pp.4871–4881. https://doi.org/10.1111/mec.15689

de Oliveira Sousa, A.R., Ribas, R.F., Coelho Filho, M.A., Freschi, L., Ferreira, C.F., dos Santos Soares Filho, W., Perez-Molina, J.P. and da Silva Gesteira, A. 2022. Drought tolerance memory transmission by citrus buds. *Plant Science,* 320, 111292. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111292

Ding, Y., Fromm, M. and Avramova, Z. 2012. Multiple exposures to drought 'train' transcriptional responses in *Arabidopsis*. *Nature Communications,* 3, 740. https://doi.org/10.1038/ncomms1732

Ding, Y., Liu, N., Virlouvet, L., Riethoven, J.J., Michael Fromm, M. and Avramova, Z. 2013. Four distinct types of dehydration stress memory genes in *Arabidopsis thaliana. BMC Plant Biology,* 13, pp.1-11. https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-229

Ding, Y., Virlouvet, L., Liu, N., Riethoven, J.J., Fromm, M. and Avramova, Z. 2014. Dehydration stress memory genes of *Zea mays*; comparison with *Arabidopsis thaliana. BMC Plant Biology*, 14, pp.1-15. https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-141.

Fleta-Soriano, E. and Munné-Bosch, S. 2016. Stress memory and the inevitable effects of drought: A physiological perspective. *Frontiers in Plant Science,* 7, 143. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00143

Fleta-Soriano, E., Pinto-Marijuan, M. and Munné-Bosch, S. 2015. Evidence of drought stress memory in the facultative CAM, *Aptenia cordifolia*: Possible role of phytohormones. *PLoS ONE*, 10, e0135391. https://doi.org/10.1371/journal.pone.01353 91

Forestan, C., Farinati, S., Zambelli, F., Pavesi, G., Rossi, V. and Varotto, S. 2020. Epigenetic signatures of stress adaptation and flowering regulation in response to extended drought and recovery in *Zea mays*. *Plant Cell & Environment*, 43, pp.55–75. https://doi.org/10.1111/pce.13660

Friedrich, T., Faivre, L., Bäurle, I. and Schubert, D. 2019. Chromatin-based mechanisms of temperature memory in plants. *Plant Cell & Environment*, 42, pp.762–770. https://doi.org/10.1111/pce.13373

Gagliano, M., Renton, M., Depczynski, M. and Mancuso, S. 2014. Experience teaches plants to learn faster and forget slower in environments where it matters. *Oecologia*, 175(1), pp.63–72. https://doi.org/10.1007/s00442-013-2873-7

Ghasemi, M., Majidi, M.M., Ehsanzadeh, P., Mosaddeghi, M.R. and Etemadi, M. 2024. Improving drought tolerance in smooth bromegrass by mild drought stress induction in vegetative growth stage. *Journal of Soil and Plant Interactions*, 14(4), pp.85-102. [In Persian]. https://doi.org/10.47176/jspi.14.4.03602

Godwin, J. and Farrona, S. 2020. Plant epigenetic stress memory induced by drought: A physiological and molecular perspective. *In:* Farrona, S. (Ed.) Plant Epigenetics and Epigenetics (Second Edition). Springer, New York. USA.

Grativol, C., Hemerly, A.S. and Gomes Ferreira, P.C. 2012. Genetic and epigenetic regulation of stress responses in natural plant populations. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1819, pp.176-185.

https://doi.org/10.1016/j.bbagrm.2011.08.010

Groot, M.P., Kooke, R., Knoben, N., Vergeer, P., Keurentjes, J.J.B., Ouborg, N.J. and Verhoeven, K.J.F. 2016. Effects of multi-generational stress exposure and offspring environment on the expression and persistence of transgenerational effects in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS ONE,* 11(3), e0151566. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151566

Haider, S., Iqbal, J., Shaukat, M., Naseer, S. and Mahmood, T. 2021. The epigenetic chromatin-based regulation of somatic heat stress memory in plants. *Plant Gene,* 27, 100318. https://doi.org/10.1016/j.plgene.2021.100318

Hou, P., Wang, F., Luo, B., Li, A., Wang, C., Shabala, L., Ahmed, H.A.I., Deng, S., Zhang, H., Song, P., Zhang, Y., Shabala, S. and Chen, L. 2021. Antioxidant enzymatic activity and osmotic adjustment as components of the drought tolerance mechanism in *Carex duriuscula*. *Plants,* 10(3), 436. doi:10.3390/plants10030436.

Kim, J.M., To, T.K., Ishida, J., Matsui, A., Kimura, H. and Seki, M. 2012. Transition of chromatin status during the process of recovery from drought stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology,* 53(5), pp.847–856. https://doi.org/10.1093/pcp/pcs053

Kim, Y.K., Chae, S., Oh, N.I., Nguyen, N.H. and Cheong, J.J. 2020. Recurrent drought conditions enhance the induction of drought stress memory genes in *Glycine max* L. *Frontiers in Genetics,* 11, 576086. https://doi.org/10.3389/fgene.2020.576086.

Kinoshita, T. and Seki, M. 2014. Epigenetic memory for stress response and adaptation in plants. *Plant and Cell Physiology,* 55, pp.1859–1863. https://doi.org/10.1093/pcp/pcu125

Klengel, T., Dias, B.G. and Ressler, K.J. 2016. Models of intergenerational and transgenerational transmission of risk for psychopathology in mice. *Neuropsychopharmacology,* 41(1), pp.219–231. https://doi.org/10.1038/npp.2015.249

Kou, S., Gu, Q., Duan, L., Liu, G., Yuan, P., Li, H., Wu, Z., Liu, W., Huang, P. and Liu, L. 2021. Genome-wide bisulphite sequencing uncovered the contribution of DNA methylation to rice short-term drought memory formation. *Journal of Plant Growth Regulation,* 41, pp.2903–2917. https://doi.org/10.1007/s00344-021-10483-3

Lamke, J. and Baurle, I. 2017. Epigenetic and chromatin-based mechanisms in environmental stress adaptation and stress memory in plants. *Genome Biology,* 18(1), 124. https://doi.org/10.1186/s13059-017-1263-6

Lau, J.A., Peiffer, J., Reich, P.B. and Tiffin, P. 2008. Transgenerational effects of global environmental change: Long-term CO2 and nitrogen treatments influence offspring growth response to elevated CO_2. *Oecologia,* 158(1), pp.141–150. https://doi.org/10.1007/s00442-008-1127-6

Leuendorf, J.E., Frank, M. and Schmulling, T. 2020. Acclimation, priming and memory in the response of Arabidopsis thaliana seedlings to cold stress. *Scientific Reports,* 10, 689. https://doi.org/10.1038/s41598- 019-56797-x

Li, X. and Liu, F. 2016. Drought Stress Memory and Drought Stress Tolerance in Plants: Biochemical and

Molecular Basis. p. 17-44. *In:* Hossain, M.A. (Ed.) Drought Stress Tolerance in Plants 1. Springer, Cambridge. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4_2

Li, X., Tan, D.X., Jiang, D. Liu, F. 2016. Melatonin enhances cold tolerance in drought-primed wild-type and abscisic acid-deficient mutant barley. *Journal of Pineal Research,* 61, pp.328–339. https://doi.org/10.1111/jpi.12350

Li, P., Yang, H., Wang, L., Liu, H., Huo, H., Zhang, C., Liu, A., Zhu, A., Hu, J., Lin, Y. and Liu, L. 2019. Physiological and transcriptome analyses reveal short-term responses and formation of memory under drought stress in rice. *Frontiers in Genetics,* 10, 55. https://doi.org/10.3389/fgene.2019.00055

Liu, X., Challabathula, D., Quan, W. and Bartels, D. 2019. Transcriptional and metabolic changes in the desiccation tolerant plant *Craterostigma plantagineum* during recurrent exposures to dehydration. *Planta,* 249, pp.1017–1035. https://doi.org/10.1007/s00425-018-3058-8

Liu, N., Ding, Y., Fromm, M. and Avramova, Z. 2014. Different gene-specific mechanisms determine the ‘revised-response’ memory transcription patterns of a subset of *A. thaliana* dehydration stress responding genes. *Nucleic Acids Research,* 42, pp.5556–5566. https://doi.org/10.1093/nar/gku220

Liu, H., Able, A.J. and Able, J.A. 2021. Priming crops for the future: rewiring stress memory. *Trends in Plant Science,* 27(7), pp.699-716. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021a.11.015

Liu, L., Cao, X., Zhai, Z., Ma, S., Tian, Y. and Cheng, J. 2022a. Direct evidence of drought stress memory in mulberry from a physiological perspective: antioxidative, osmotic and phytohormonal regulations. *Plant Physiology and Biochemistry,* 186, pp.76–87. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.07.001

Liu, X., Quan, W. and Bartels, D. 2022b. Stress memory responses and seed priming correlate with drought tolerance in plants: an overview. *Planta,* 255, 45. https:// doi.org/10.1007/s00425-022-03828-z

Lukić, N., Schurr, F.M., Trifković, T., Kukavica, B. and Walter, J. 2023. Transgenerational stress memory in plants is mediated by upregulation of the antioxidative system. *Environmental and Experimental Botany,* 205, 105129. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105129

Mahmood, T., Khalid, S., Abdullah, M., Ahmed, Z., Shah, M.K.N., Ghafoor, A. and Du, X. 2020. Insights into drought stress signaling in plants and the molecular genetic basis of cotton drought tolerance. *Cells,* 9, 105. https://doi.org/10.3390/cells9010105

Munné-Bosch, S. and Alegre, L. 2013. Cross-stress tolerance and stress “memory” in plants. *Environmental and Experimental Botany*, 94, pp.1–88. doi: 10.1016/j.envexpbot.2013.02.002

Nourbakhsh, V., Majidi, M.M. and Abtahi, M. 2023. Drought stress memory in orchardgrass and the role of marker-based parental selection for physiological and antioxidant responses. *Plant Physiology and Biochemistry*, 204, 108061. doi: 10.1016/j.plaphy.2023.108061

Rajak, J. 2021. A preliminary review on impact of climate change and our environment with reference to global warming. *International Journal of Environmental Science,* 10, pp.11–14.

Ramirez, D.A., Rolando, J.L., Yactayo, W., Monneveux, P., Mares, V. and Quiroz, R. 2015. Improving potato drought tolerance through the induction of long-term water stress memory. *Plant Science,* 238, pp.26–32. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.05.016

Saeidnia, F., Majidi, M.M., Dehghani, M.R., Mirlohi, A. and Araghi, B. 2021a. Multi environment evaluation of persistence and drought tolerance in smooth bromegrass (*Bromus inermis*): Genetic analysis for stability in combining ability. *Crop and Pasture Science,* 72, pp.565-574. https://doi.org/ 10.1071/CP21018

Saeidnia, F., Majidi, M.M. and Hosseini, E. 2023a. Simultaneous effect of water deficit and mating systems in fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.): Genetics of phytochemical compositions and drought tolerance. *Agricultural Water Management,* 277, 108122. https://doi.org/ 10.1016/j.agwat.2022.108122

Saeidnia, F., Majidi, M.M. and Mirlohi, A. 2021b. Marker-trait association analysis for drought tolerance in smooth bromegrass. *BMC Plant Biology,* 21, 116. https:// doi. org/ 10. 1186/s12870- 021- 02891-0

Saeidnia, F., Majidi, M.M., Mirlohi, A. and Ahmadi, B. 2018. Physiological responses of drought tolerance in orchardgrass (*Dactylis glomerata*) in association with persistence and summer dormancy. *Crop and Pasture Science,* 69, pp.515-526. https://doi.org/ 10.1071/CP17314

Saeidnia, F., Majidi, M.M., Mirlohi, A. and Bahrami, S. 2019. Inheritance and combining ability of persistence and drought recovery in smooth bromegrass (*Bromus inermis* L.). *Euphytica,* 215, 177. https://doi.org/ s10681-019-2500-8

Saeidnia, F., Majidi, M.M., Mirlohi, A., Spanani, S., Karami, Z. and Abdollahi Bakhtiari, M. 2020a. A genetic view on the role of prolonged drought stress and mating systems on post-drought recovery, persistence and drought memory of orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.). *Euphytica,* 216, 91 https://doi.org/10.1007/s10681-020-02624-8

Saeidnia, F., Majidi, M.M., Spanani, S., Abdollahi Bakhtiari, M., Karami, Z. and Hughes, N. 2020b. Genotypic-specific responses caused by prolonged drought stress in smooth bromegrass (*Bromus inermis*): Interactions with mating systems. *Plant Breeding,* 139, pp.1029-1041. https://doi.org/ 10.1111/pbr.12846

Saeidnia, F., Shoormij, F., Mirlohi, A., Soleimani Kartalaei, E., Mohammadi, M. and Sabzalian, M.R. 2023b. Drought adaptability of different subspecies of tetraploid *wheat* (*Triticum turgidum*) under contrasting moisture conditions: Association with solvent retention capacity and quality-related traits. *PLoS ONE,* 18(2), e0275412. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0275412

Sapna, H., Ashwini, N., Ramesh, S. and Nataraja, K. 2020. Assessment of DNA methylation pattern under drought stress using methylation- sensitive randomly amplified polymorphism analysis in rice. *Plant Genetic Resources,* 18, pp.222–230. https://doi.org/10.1017/S1479262120000234

Savvides, A., Ali, S., Tester, M. and Fotopoulos, V. 2016. Chemical priming of plants against multiple abiotic stresses: mission possible? *Trends in Plant Science,* 21, pp.329–340. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.11.003

Sher, A., Sarwar, T., Nawaz, A., Ijaz, M., Sattar, A. and Ahmad, S. 2019. Methods of Seed Priming. p. 1-10. *In:* Hasanuzzaman, M. Fotopoulos, V. (Eds.) Priming and Pretreatment of Seeds and Seedlings. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1_1

Singh, R.K. and Prasad, M. 2022. Delineating the epigenetic regulation of heat and drought response in plants. *Critical Reviews in Biotechnology,* 42(4), pp.548-561. https://doi.org/10.1080/07388551.2021.1946004

Smulders, M. and De Klerk, J. 2011. Epigenetics in plant tissue culture. *Plant Growth Regulation,* 63, pp.137-146. https://doi.org/10.1007/s10725-010-9531-4

Sun, R.Z., Liu, J., Wang, Y.Y. and Deng, X. 2021. DNA methylation-mediated modulation of rapid desiccation tolerance acquisition and dehydration stress memory in the resurrection plant *Boea hygrometrica*. *PLoS Genetics,* 17(4), e1009549. https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1009549

Thiebaut, F., Hemerly, A.S. and Ferreira, P.C.G. 2019. A role for epigenetic regulation in the adaptation and stress responses of non-model plants. *Frontiers in Plant Science,* 10, 246. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00246

Tian, Z., Li, K., Sun, Y., Zhang, S., Chen, B., Pan, Z., Pang, B., Miao, Y., Du, X. and He, S. 2022. Physiological and transcriptional analyses reveal formation of memory under recurring drought stresses in *Gossypium hirsutum*. *Plant Science,* 338, 111920. https://doi.org/10.22541/au.165389768. 89159040/v1

Trewavas, A. 2003. Aspects of plant intelligence. *Annals of Botany,* 92, pp.1-20. https://doi.org/10.1093/aob/mcg101

Ueda, M. and Seki, M. 2020. Histone modifications form epigenetic regulatory networks to regulate abiotic stress response. *Plant Physiology,* 182, pp.15–26. https://doi.org/10.1104/pp.19.00988

van Dooren, T.J.M., Silveira, A.B., Gilbault, E., Jimenez-Gomez, J.M., Martin, A., Bach, L., Tisne, S., Quadrana, L., Loudet, O. and Colot, V. 2020. Mild drought in the vegetative stage induces phenotypic, gene expression, and DNA methylation plasticity in *Arabidopsis* but no transgenerational effects. *Journal of Experimental Botany,* 71(12), pp.3588–3602. https://doi.org/10.1093/jxb/eraa132

Virlouvet, L. and Fromm, M. 2015. Physiological and transcriptional memory in guard cells during repetitive dehydration stress. *New Phytology,* 205, pp.596–607. https://doi.org/10.1111/nph.13080

Vyse, K., Faivre, L., Romich, M., Pagter, M., Schubert, D., Hincha, D.K. and Zuther, E. 2020. Transcriptional and post-transcriptional regulation and transcriptional memory of chromatin regulators in response to low temperature. *Frontiers in Plant Science,* 11, 39. https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00039

Walter, J., Jentsch, A., Beierkuhnlein, C. and Kreyling, J. 2013. Ecological stress memory and cross stress tolerance in plants in the face of climate extremes. *Environmental and Experimental Botany,* 94, pp.3–8. https://doi.org/10.1016/j envexpbot.2012.02.009

Walter, J., Nagy, L., Hein, R., Rascher, U., Beierkuhnlein, C., Willner, E. and Jentsch, A. 2011. Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses. *Environmental and Experimental Botany,* 71,

pp.34-40. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.020

Wang, X., Vignjevic, M., Liu, F., Jacobsen, S., Jiang, D. and Wollenweber, B. 2015. Drought priming at vegetative growth stages improves tolerance to drought and heat stresses occurring during grain filling in spring wheat. *Plant Growth Regulation,* 75(3), pp.677–687. https://doi.org/10.1007/s10725-014-9969-x

Whittle, C.A., Otto, S.P., Johnston, M.O. and Krochko, J.E. 2009. Adaptive epigenetic memory of ancestral temperature regime in *Arabidopsis thaliana*. *Botany,* 87(6), pp.650–657. https://doi.org/10.1139/B09-030

Wojtyla, Ł., Paluch-Lubawa, E., Sobieszczuk-Nowicka, E. and Garnczarska, M. 2020. Drought stress memory and subsequent drought stress tolerance in plants. p. 115-131. *In:* Hossain, M.A *et al.* (Eds.) Priming-Mediated Stress and Cross-Stress Tolerance in Crop Plants. Elsevier, Amsterdam. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-817892-8. 00007-6

Xin, Z. and Browse, J. 2000. Cold comfort farm: the acclimation of plants to freezing temperatures. *Plant Cell and Environment,* 23(9), pp.893–902. https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00611.x

Zentner, G.E. and Henikoff, S. 2013. Regulation of nucleosome dynamics by histone modifications. *Nature Structural and Molecular Biology,* 20, pp.259–266. https://doi.org/10.1038/nsmb.2470

Zhang, C.Y., Wang, N.N., Zhang, Y.H., Feng, Q.Z., Yang, C.W. and Liu, B. 2013. DNA methylation involved in proline accumulation in response to osmotic stress in rice (*Oryza sativa*). *Genetics and Molecular Research,* 12(2), pp.1269–1277. https://doi.org/10.4238/2013.april.17.5

Zheng, X., Chen, L., Li, M., Lou, Q., Xia, H., Wang, P., Li, T., Liu, H. and Luo, L. 2013. Transgenerational variations in DNA methylation induced by drought stress in two rice varieties with distinguished difference to drought resistance. *PLoS ONE,* 8(11):e80253. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080253